

Г.Г. ЖИЛЯЄВ

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів, 79026

ЗАКОНОМІРНОСТІ РОЗСЕЛЕННЯ ПИЛКУ І НАСІННЯ В ПОПУЛЯЦІЯХ ТРАВ'ЯНИХ БАГАТОРІЧНИКІВ КАРПАТ

Ключові слова: популяція, метапопуляція, розселення, панміксія

На сучасному етапі розвитку популяційної біології дослідження базуються на методологічній та понятійній базі окремих біологічних дисциплін (екології, генетики, теорії еволюції та ін). Це стосується як базових понять, так і популяційних атрибутів, що в багатьох випадках зумовлює неоднозначні й суперечливі висновки [27]. У генетико-еволюційних дослідженнях наявність панміксії декларується головним критерієм природно-історичних популяцій як елементарних об'єктів еволюції [4, 26, 36]. Але щодо трав'яних рослин це явище має переважно локальний характер і безпосередньо залежить від чисельності генеративних особин та зміни концентрації пилку на різних віддалях [10, 11, 28]. Внаслідок цього описи популяційної структури в різних точках популяційного поля (передусім в разі відсутності чітких ізоляційних бар'єрів) можуть бути принципово різними. З цих причин складно однозначно вирішити чи є сукупність особин однією популяцією, чи метапопуляцією — складним комплексом популяцій, що взаємодіють між собою [38]. У деяких випадках ці проблеми можна вирішити за показниками дисперсії спадкового матеріалу (пилку і насіння) при розселенні, яке є фізичною основою генетичного потоку [5]. Крім спадкової, ці елементи містять інформацію про стан вихідних популяцій і спричинюють відповідні зміни структури популяцій-акцепторів [3, 13]. Зараз у науковій літературі наводиться багато аргументів на користь рестриктивної концепції Ерліха—Равена [37], за якою розселення спадкового матеріалу обмежується невеликими дистанціями, а тому істотно не впливає на міжпопуляційні генетичні процеси. Такі висновки, отримані екстраполяцією індивідуальних показників, не враховують можливість кумулятивних ефектів групи і, по суті, заперечують саму можливість міжпопуляційної координації та метапопуляційної інтеграції.

Об'єкти і методи досліджень

В субальпійському поясі Карпат досліджено можливість анемофільного й анемохорного розповсюдження спадкового матеріалу повночленних за своєю віковою і віталітетною структурою лінійних, диз'юнктивних і континуальних популяцій фонових видів трав'яних рослин.

Для оцінки демографічної структури і віталітетного складу використано традиційні методи популяційного аналізу [2, 7, 17, 18, 35]. На лінійних трансек-

тах підраховували кількість фактично квітучих генеративних особин кожного з рівнів життєвості. Для них визначали середню продукцію пилку й насіння в квітці, суцвітті, на генеративному пагоні і т.д. За цими показниками вираховували реальну концентрацію пилку і насіння в повітрі [8, 20, 33]. Особини кожного вікового стану і життєвості в ізолюваній камері за допомогою компресора обдували повітрям зі швидкістю 5 м/сек. При цьому пилок осідав на предметних скельцях, розташованих на різній віддалі від рослин. На підставі цього оцінювали закономірності індивідуального просторового розподілу пилку конкретних видів [9]. Дистанцію групового розселення пилку вимірювали за допомогою модифікованого автономного вимірювача пилку «ВКП-1» [8].

Для вивчення розселення насіння виявляли показники фактичної насінневої продуктивності та врожаю насіння [1, 34]. Конкретні дистанції розселення підраховували за кількістю насіння, що потрапило на липкі стрічки визначеної площі [23, 32].

Результати досліджень та їх обговорення

Експерименти показали, що, незалежно від вікового стану і життєвості особин, відстані розселення пилку і насіння в групах істотно перевищують індивідуальні. Наприклад, індивідуальні показники розселення пилку становлять від 1,8 (*Anthoxanthum odoratum* L.) до 6 м (*Festuca rubra* L.). Але переважно він концентрується безпосередньо біля материнських особин (рис. 1). До деякої міри ці відстані визначаються також життєвістю (Ж-1, Ж-2, Ж-3), віковим (g_1, g_2, g_3) і життєвим станом (VS_a, VS_b, VS_c) особин [15]. Але в усіх випадках відстань індивідуального розселення є більшою у видів, генеративна сфера яких розташована вище, ніж в інших. Проте навіть у високорослих видів (*Petasites kablikianus* Tausch ex Bercht.) воно підпорядковується закономірностям локального розподілу (таблиця). Наприклад, в *P. kablikianus* більше 90 % пилку і насіння зрілих генеративних особин (g_2) високої життєвості (Ж-1) залишається на площі кількох м². Саме тому в розріджених популяціях переважають тенденції до локального розселення. Безумовно, це спотворює панміксію, внаслідок чого в популяціях домінує споріднене схрещування. Це дає підстави відмовитися від уявлення про панміксію як головний і універсальний популяційний критерій.

Але цілком інша картина спостерігається у великих за чисельністю генеративних особин високої життєвості популяціях під час їх масового цвітіння. В них виникають кумулятивні ефекти (ефекти групи), що сприяють поширенню спадкового матеріалу на більшій території [8]. Продукція пилку та насіння в таких популяціях є надзвичайно великою, тому навіть невелика її частина (тисячні долі відсотка), яка розповсюджується на сотні метрів, може виявитися цілком достатньою для підтримання панміксії на цих територіях.

Таким чином, продукція пилку і насіння поодиноких генеративних особин не забезпечує стабільність міжпопуляційних контактів. На відміну від цього, в популяціях з більш оптимальною віталітетною та віковою структурою завжди має місце кумулятивний ефект, який істотно збільшує дистанцію розселення спадкового матеріалу (рисунки 1, 2).

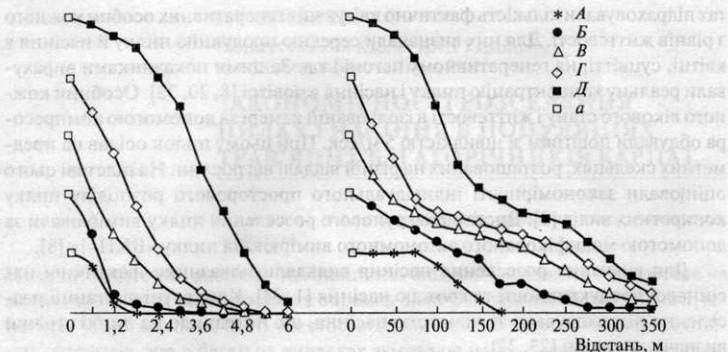


Рис. 1. Індивідуальні (I) й популяційні (II) відстані розселення пилку трав'яних рослин в субальпійському поясі Карпат при анемофільії (швидкість вітру 5 м/сек). У м о в н і п о з н а ч е н н я : А — *Anthoxanthum odoratum* L.; Б — *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., Mey et Schreb.; В — *Rumex alpinus* L.; Г — *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.; Д — *Festuca rubra* L.; а — стартова кількість пилку (прийнята за 100% окремо по кожному виду)

Fig. 1. Individual (I) and population (II) distances of pollen dispersal in anemophilous herbaceous plants in the Carpathian subalpine zone (wind speed of 5 m per second). Symbols indicate: А — *Anthoxanthum odoratum* L.; Б — *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., Mey et Schreb.; В — *Rumex alpinus* L.; Г — *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.; Д — *Festuca rubra* L.; а — initial amount of pollen (taken as 100% for each species)

Хоча аналіз всіх генетико-еволюційних наслідків, які можуть виникнути при різних варіантах популяційної структури, формах розселення та часових інтервалах, потребує нових методів досліджень та математичної обробки їх результатів, можна стверджувати, що рестриктивна модель П. Равена і П. Ерліха [37] є незаперечно лише відносно популяцій з низькою чисельністю і нерегулярним цвітінням генеративних особин. В усіх інших випадках розселення більшою мірою відповідає екстенсивній моделі Е. Майра [25]. Чи може це призвести до генетичної гомогенізації великих надпопуляційних систем (метапопуляцій), залежить від демографічного і віталітетного стану популяцій-донорів та популяцій-акцепторів, їх просторового розміщення і структури, площі, рівня ізоляції, дистанцій розселення та ін. [12].

Аналогічні висновки були зроблені за результатами досліджень розселення насіння анемохорів [28]. Але принципово важливо, що, на відміну від пилку, насіння зберігає в собі повну програму індивідуального і кондивідуального розвитку (сингенезу кондивіду за Ю.Л. Нухімовським [30]). Тому результати його розселення на великі дистанції будуть іншими, ніж пилку (рис. 2). Навіть поодинокі випадки наддалекого розселення насіння, відповідно до правила «пляшкової шийки» та ефекту засновника, за сприятливих обставин може призвести до виникнення нових локальних популяцій [5]. Безумовно, що це ймовірніший процес, але він є однією з головних передумов збільшення популяційних і ви-

дових ареалів [39]. До того ж час, протягом якого пилок зберігає свою фертильність, а відтак й здатність до генетичної взаємодії з аборигенними особинами, становить лише кілька діб, годин і навіть хвилин. Для насіння це може бути багаторічний період спокою, за яким починається його подальший розвиток до генеративного стану [6, 29]. Типові анемохори відзначаються дещо вищими, ніж інші види, показниками дистанцій як індивідуального, так і групового розселення [24]. Цілком ясно, що відстані індивідуального розселення насіння та пилку корелюють з висотою генеративних пагонів та іншими віталітетними ознаками особин [14]. Експерименти довели, що при висоті генеративного пагону в 30 см індивідуальне розселення насіння барохорів обмежується радіусом 5–30 см, балістів — 10–40 см, автомеханохорів — 40–90 см, еуанемохорів — 15–120 см, геміанемохорів — 25–150 см [21]. Лише в анемохорів ці відстані збільшуються до 3–7 м, а в окремих випадках перевищують 350 м.

Слід зауважити, що здатність до наддалекого розселення ще не доводить його ефективності, а виникнення внаслідок цього нових популяцій є надзвичайним явищем [29]. В іншому разі це могло б спричинювати додаткову конкурентну напруженість, зміну співвідношень між популяціями різних функціональних типів та негативну трансформацію рослинних угруповань [16].

Відстань розселення пилку і насіння зрілих генеративних особин високої життєвості *Petasites kablikianus* Tauscher ex Bercht. в субальпійському поясі Карпат

Відстань, м	Розселення за напрямком дії вектора, % / розселення проти дії вектора, %			
	насіння		пилку	
	анемохорія	гідрохорія	анемофілія	ентомофілія
0–1	50,0 / 9,0	3,0 / 0,4	20,0 / 18,0	25,0 / 10,0
1–2	17,0 / 4,0	6,0 / 0	22,0 / 12,0	25,0 / 3,0
2–3	5,0 / 1,0	8,0 / 0	17,0 / 1,0	15,0 / 0
3–4	2,5 / 1,0	12,0 / 0	0,70 / 0,01	7,0 / 0
4–5	1,0 / 0,1	14,0 / 0	0,7 / 0	5,0 / 0
5–6	1,40 / 0,07	20,0 / 0	0,7 / 0	3,0 / 0
6–7	0,60 / 0,03	18,0 / 0	0,1 / 0	0 / 0
7–8	0,3 / 0	10,0 / 0	0,06 / 0	1,0 / 0
8–9	0,2 / 0	3,0 / 0	0,04 / 0	0 / 0
9–10	0,1 / 0	1,0 / 0	0 / 0	0 / 0
10–11	0,07 / 0	0,3 / 0	0 / 0	0 / 0
11–12	0,03 / 0	0,07 / 0	0 / 0	0 / 0
12–13	0,02 / 0	0,04 / 0	0 / 0	0 / 0
13–14	0,01 / 0	0,01 / 0	0 / 0	0 / 0
14–15	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0 / 0
Р а з о м *	78,23 / 15,20	95,06 / 0,40	61,30 / 31,01	81,0 / 13,0

Примітка. «*» — частина пилку і насіння, якої бракує до 100 %, поширена за межами зони обліку.

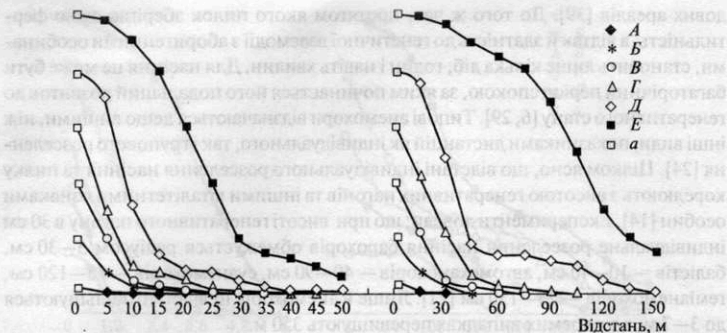


Рис. 2. Індивідуальні (I) й популяційні (II) відстані розселення насіння трав'яних рослин в субальпійському поясі Карпат при анемохорії (швидкість вітру, 5 м/сек). Умовні позначення: А — *Anthoxanthum odoratum*; Б — *Agrostis tenuis* Sibth.; В — *Festuca rubra*; Г — *Deschampsia caespitosa*; Д — *Rumex alpinus*; Е — *Petasites hybridus*; а — стартова кількість насіння (прийнята за 100 % по кожному виду окремо)

Fig. 2. Individual (I) and population (II) distances of anemochoric seed dispersal herbaceous plants in the Carpathian subalpine zone (wind speed of 5 m per second). Symbols indicate: А — *Anthoxanthum odoratum*; Б — *Agrostis tenuis* Sibth.; В — *Festuca rubra*; Г — *Deschampsia caespitosa*; Д — *Rumex alpinus*; Е — *Petasites hybridus*; а — initial amount of seeds (taken as 100 % for each species)

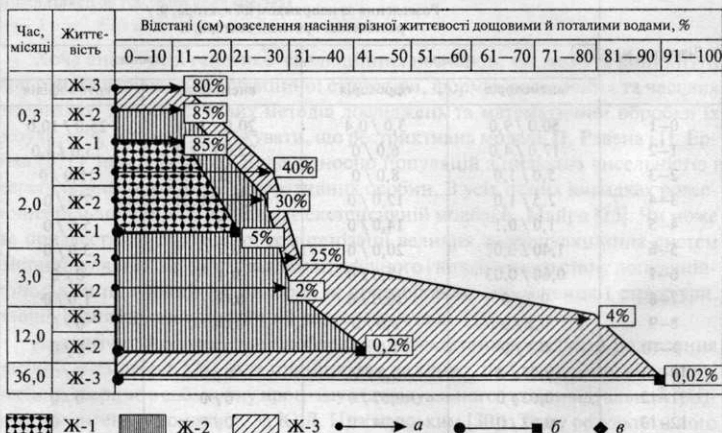


Рис. 3. Дистанції розселення насіння різної життєвості *Soldanella hungarica* Simonk. на субальпійських луках Карпат. Умовні позначення: рівні життєвості: високий — Ж-1; середній — Ж-2; низький — Ж-3

Fig. 3. Dispersal distances for seeds of various vitality in *Soldanella hungarica* Simonk. on the slopes of the Carpathian subalpine meadows. Symbols indicate: levels of vitality: high — Ж-1; medium — Ж-2; low — Ж-3

Таким чином, є підстави стверджувати, що переважна частина насіння залишається у межах вихідної популяції і концентрується біля материнських особин. Зауважимо, що гірський рельєф сприяє подальшому тенденційному просторовому перерозподілу і віталітетній диференціації насіння талими і дошовими водами (рис. 3). Дія цього фактора в Чорногорі досягає свого максимуму у квітні [19]. У цей період також кардинально змінюються напрямки повітряних течій [22]. Тому реальні процеси розселення спадкового матеріалу популяцій відбуваються за значно складнішою схемою і є результатом комбінації багатьох факторів. Але в усіх випадках домінує принцип розподілу пилку і насіння в межах батьківських популяцій, лише незначна їх частина виходить за межі популяцій і поширюється на більші відстані. Реальні результати цього процесу підсилюються внаслідок кумулятивного ефекту в довгому ряді поколінь популяцій.

Висновки

Відстані розселення пилку і насіння суттєво відрізняються на індивідуальному і груповому (популяційному) рівнях. Тому погляди щодо обмеженості впливу популяційного потоку генів не завжди відповідають дійсності. Про це свідчать і факти фенетичної та генетичної подібності популяцій, значно віддалених одна від одної [12, 31].

Розселення спадкового матеріалу в малих (за чисельністю генеративних особин) диз'юнктивних і крапкових популяціях відбувається згідно з моделлю Ерліха—Равена і є ефективним виключно в їх власних межах. Внаслідок цього вони не інтегруються в популяційні комплекси (метопуляції), які є стійкішими до зовнішніх впливів.

Кумулятивні ефекти, притаманні лінійним і континуальним популяціям, сприяють їх метопуляційній координації і розповсюдженню спадкового матеріалу на великій території за принципом естафети. Саме вони функціонують за принципами екстенсивної моделі Майра і цілком відповідають статусу природно-історичних популяцій як елементарних одиниць еволюції.

1. *Вайнагий И.В.* К методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. — 1974. — 59, № 6. — С. 826—831.
2. *Воронцова Л.И., Гатцук Л.Е., Ермакова И.М.* Жизненность особей в ценопопуляциях // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). — М.: Наука, 1976. — С. 44—60.
3. *Геодакян В.А.* Количество пыльцы как передатчик экологической информации и регулятор эволюционной пластичности растений // Журн. общ. биол. — 1978. — 39, № 5. — С. 743—751.
4. *Грант В.* Видообразование у растений. — М.: Мир, 1984. — 528 с.
5. *Грант В.* Эволюционный процесс. — М.: Мир, 1991. — 488 с.
6. *Дмитрах Р.І.* Добовий режим пилкування анемофільних видів рослин угруповання *Festuca gibbera* L. // Укр. ботан. журн. — 1989. — 46, № 3. — С. 14—16.
7. *Ермакова И.М.* Жизненность ценопопуляций и методы ее определения // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). — М.: Наука, 1976. — С. 92—105.
8. *Жиляев Г.Г.* Особливості розповсюдження пилку в популяціях анемофільних рослин Карпат // Укр. ботан. журн. — 1988. — 45, № 2. — С. 26—28.

9. Жилев Г.Г. Формування популяцій трав'янистих багаторічників Карпат залежно від розповсюдження пилюк // Там же. — 1989. — 46, № 3. — С. 10—14.
10. Жилев Г.Г. Формирование популяционных границ энтомофильных растений в связи с опылением // Журн. общ. биол. — 1989. — 50, № 5. — С. 646—655.
11. Жилев Г.Г. Пыльцевой режим растительного сообщества *Festucetum nardosum* в Карпатах // Там же. — 1989. — 50, № 3. — С. 372—379.
12. Жилев Г.Г. Генетические взаимодействия и фенетическое сходство популяций *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) в Карпатах // Там же. — 1994. — 55, № 1. — С. 128—139.
13. Жилев Г.Г. Залежність генетичних взаємозв'язків популяцій *Soldanella hungarica* Simonk. від їх просторового розміщення // Укр. ботан. журн. — 1995. — 52, № 2. — С. 193—200.
14. Жилев Г.Г. Життєздатність популяцій трав'яних багаторічників: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — Дніпропетровськ, 2001. — 34 с.
15. Жилев Г.Г. Виталитетная гетерогенность популяций травянистых растений как предпосылка внутрипопуляционного разнообразия // Мат-ли Міжн. конф. «Гори і люди» (Рахів, 14—18 жовтня 2002 р.). — Рахів, 2002. — Т. 2. — С. 266—269.
16. Жилев Г.Г., Царик Й.В. Структурно-функціональна організація фітоценозів Карпат // Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат. — К.: Наук. думка, 1993. — С. 33—49.
17. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. — 1989. — 74, № 6. — С. 769—784.
18. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоценов популяций растений. — Казань: КЗУ, 1989. — 146 с.
19. Китенко Е.Н., Михайленко И.Н., Козленко Т.В. Продолжительность дождей на территории Украинских Карпат // Мат-ли Міжн. конф. «Гори і люди» (Рахів, 14—18 жовтня 2002 р.). — Рахів, 2002. — Т. 2. — С. 75—77.
20. Клейн Р.М., Клейн Д.Т. Методы исследования растений. — М.: Колос, 1974. — 527 с.
21. Коржинський Я.В. Способи і ефективність розселення плодів і насіння рослин у фітоценозах Карпат // Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат. — К.: Наук. думка, 1993. — С. 124—132.
22. Косовець О.О., Швень Н.І. Деякі особливості стихійного гідрометеорологічного явища — сильного вітру в Україні // Мат-ли Міжн. конф. «Гори і люди» (Рахів, 14—18 жовтня 2002 р.). — Рахів, 2002. — Т. 2. — С. 84—90.
23. Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1957. — 358 с.
24. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. — М.: Наука, 1981. — 94 с.
25. Майр Э. Популяция, виды и эволюция. — М.: Мир, 1974. — 460 с.
26. Малиновський К.А. Популяційна біологія рослин: її цілі, завдання і методи // Укр. ботан. журн. — 1986. — 50, № 2. — С. 5—12.
27. Малиновський К.А. Задачі і методи изучения динаміки популяцій рослин // Динаміка популяцій трав'янистих рослин. — Київ: Наук. думка, 1987. — С. 3—9.
28. Малиновський К.А., Царик Й.В., Жилев Г.Г. О границах природных популяций растений // Журн. общ. биол. — 1988. — 49, № 1. — С. 5—12.
29. Малиновський К.А., Царик Й.В., Жилев Г.Г. та ін. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат. — К.: Наук. думка, 1998. — 176 с.
30. Нухимовський Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. — М.: Мир, 1997. — 629 с.
31. Петрова И.В., Санников С.Н. Изоляция и фенетическая дифференциация равнинных и горных популяций сосны обыкновенной в Северной Евразии // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. — Екатеринбург, 2001. — С. 4—72.
32. Подгорный Ю.К. Методические рекомендации по выделению природных популяций в горных условиях // Никит. ботан. сад. — Ялта, 1988. — Препр. — 23 с.
33. Пономарев Т.А. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. — Т. 2. — С. 9—19.

34. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Пробл. ботан. — М.: Наука, 1950. — Вып. 1. — С. 465—483.
35. Смирнова О.В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. — М.: Наука, 1976. — С. 72—80.
36. Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в генетику популяций. — М.: Высш. шк., 1985. — 58 с.
37. Ehrlich P.R., Raven P.H. Differentiation of populations // Science. — 1969. — № 165. — P. 1228—1232.
38. Levins R. Extinction. Some Mathematical Questions in Biology // Amer. Mathemat. Society, Providence, R. I. — 1970. — Vol. 2. — P. 77—107.
39. McCall C., Mitchell-Olds T., Waller D.M. Distance between metes affects seedling characters in a population of *Impatiens capensis* (Balsaminaceae) // Amer. J. Bot. — 1991. — 78, № 7. — P. 964—970.

Рекомендує до друку
Ю.Р. Шеляг-Сосонко

Надійшла 24.04.2003

Г.Г. Жилев

Институт экологии Карпат НАН Украины, г. Львов

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАССЕЛЕНИЯ ПЫЛЬЦЫ И СЕМЯН В ПОПУЛЯЦИЯХ ТРАВЯНЫХ РАСТЕНИЙ КАРПАТ

Исследования проведены в основных пространственных типах популяций фоновых видов травяных растений субальпийского пояса Черногоры (Карпаты). Небольшие популяции с диффузным расположением генеративных особей функционируют в полном соответствии с рестриктивной моделью [37] по принципам индивидуального расселения. Это ограничивает взаимодействие между ними и, препятствуя межпопуляционной интеграции, делает их более чувствительными к стрессам.

В крупных популяциях с оптимальными демографическими характеристиками имеет место кумулятивный эффект, существенно увеличивающий дистанцию расселения наследственной информации и вероятность метапопуляционной интеграции. Именно они в наибольшей мере соответствуют критерию естественно-исторических популяций как элементарных объектов эволюционного процесса, функционирующих согласно экстенсивной концепции Майра [25].

G. G. Zhylyayev

Institute of Ecology of the Carpathians,
National Academy of Sciences of Ukraine, Lviv

PATTERNS OF THE DISPERSAL OF POLLEN AND SEEDS IN THE POPULATIONS OF HERBACEOUS PLANTS IN THE CARPATHIAN MTS

The research has been conducted on the basic spatial types of populations of most common herbaceous plant species in the subalpine zone of the Chornohora Mts. (Carpathians). Dispersal principles in small populations with diffuse distribution of fertile individuals are completely identical to those concerning individual dispersal. That limits their interaction and enables the possibility of integration between populations. That also makes them vulnerable to stress and provides functioning according to the restrictive model [37].

Group cumulative effects essentially extend the distances of genetic information dispersal and increase the possibility of metapopulation interaction of large populations with optimal demographic characteristics.

The extensive conception [25] is correct for them. In great extent they meet the criteria for natural historical populations as the elementary objects of evolutionary process.